УДК 591.185.6

Л. И. Францевич

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ПОЛЯРОТАКСИСА

Введение. Животные, у которых фоторецепторы имеют рабдомерное строение (членистоногие, головоногие моллюски), способны воспринимать поляризованный свет из-за того, что значительная часть клеточной мембраны в рабдомерах ориентирована по касательной к падающему свету; это создает особые условия для расположения молекул светочувствительного пигмента (Грибакин, 1969). Животные могут видеть поляризацию при отражении света от поверхности предметов и при рассеивании света на молекулах газов атмосферы.

Отражение поляризованного света от поверхности имеет особое значение для узнавания гладкой поверхности воды и может служить признаком водной поверхности для летающих и перелетающих гидробионтов (Landin a. o., 1977). Может быть, в этом случае поляризация воспринимается как своего рода цвет, тем более, что каждый фоторецептор, в том числе и поляризационно-чувствительный, настроен на определенную область спектра.

Рассеивание солнечных лучей на молекулах атмосферных газов создает картину поляризации света голубого неба, которая связана с положением Солнца. Способность ориентироваться по поляризованному свету неба взамен ориентации по невидимому за облаком Солнцу была открыта К. ф. Фришем у медоносных пчел (Frish, 1949). С тех пор она была обнаружена у многих членистоногих, которые возвращаются к гнезду по небесным ориентирам. Несмотря на интенсивные поведенческие исследования, внутренние механизмы поляротаксиса совершенно неизвестны. Навигационные расчеты, которые должен выполнить человек, измеряя поляризацию в каком-то участке неба, настолько сложны, что возможность их повторения в мозге насекомого кажется сомнительной. Мы попробуем отыскать наиболее простой способ расчета и предположить путь его структурной реализации в зрительном анализаторе насекомых.

Картина поляризации света неба. Поляризация рассеяного света неба — распределенный ориентир: для каждого направления наблюдения заданы не только координаты в поле зрения (долгота φ_N, высота над горизонтом ψ_N), но и направление поляризации, или направление колебаний электрического вектора. Колебания перпендикулярны к плоскости рассеивания, которая определена направлением наблюдения и направлением к Солнцу.

Рассмотрим условную сферу поля зрения (рис. 1), в которой определены продольная ось тела OX в плоскости горизонта, зенит Z, точка наблюдения N и положение Солнца S (долгота φ_S, высота ψ_S). Будем отсчитывать долготу от продольной оси, против часовой стрелки, если плоскость горизонта рассматривать «сверху». Угол поляризации ε будем отсчитывать в плоскости наблюдения, которая перпендикулярна радиус-вектору ON, от линии, параллельной плоскости горизонта, также против часовой стрелки, если сферу рассматривать «снаружи». В сферическом треугольнике ZNS, который образован вертикалами Солнца и точки наблюдения и большим кругом, проведенным через точки N и S, угол ZNS равен углу поляризации ε (как углы с соответственно перпендикулярны-

ми сторонами). Если известны координаты точек N и S, можно вычислить солнечный азимут точки наблюдения

$$\alpha = \angle S_1ON_1 = \angle SZN = \varphi_N - \varphi_S \quad (1)$$

и решить сферический треугольник, в котором известны дуги NZ и SZ и угол между ними, относительно третьей дуги NS и угла ZNS.

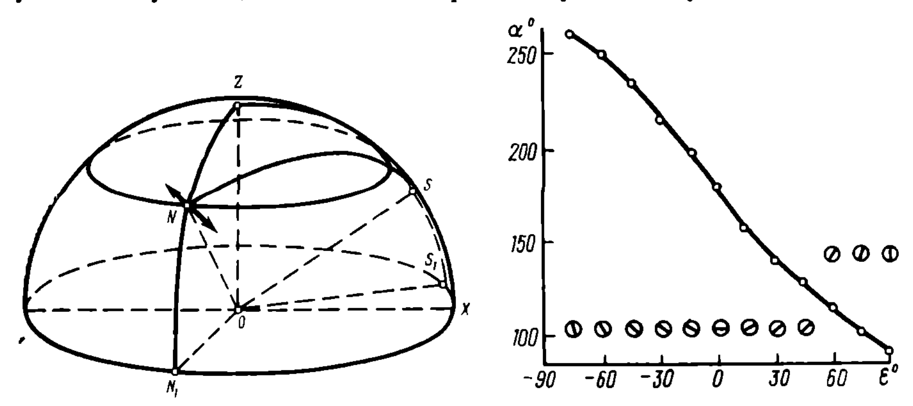


Рис. 1. Расположение Солнца, точки наблюдения и направления поляризации в ней на небесной сфере.

Рис. 2. Зависимость между средним показанным солнечным азимутом точки наблюдения и направлением поляризации в ней для танцев пчел (по данным Е. Россела и соавторов, 1978). Линии в кругах — направляющие поляризации.

Угол поляризации

$$\varepsilon = \operatorname{arcctg} \frac{\cos\psi_N \operatorname{tg}\psi_S - \sin\psi_N \cos\alpha}{\sin\alpha}. \quad (2)$$

Значения ε и $\varepsilon \pm 180°$ эквивалентны, поэтому Солнце и антисолярная точка не отличаются друг от друга в картине поляризации.

Угловое расстояние между Солнцем и точкой наблюдения

$$\gamma = \arcsin \frac{\sin\alpha \cos\psi_S}{\sin\varepsilon}. \quad (3)$$

Степень поляризации почти прямо пропорциональна $\sin^2\gamma$. Картина поляризации в реальной атмосфере выглядит сложнее из-за вторичного рассеивания и случайных помех. Однако в зоне максимальной поляризации направление поляризации отличается от идеального не более чем на 2—3° (Лившиц, 1973).

Обратная задача. Задачи ориентации — это всегда задачи регулирования. Необходимо установить свое положение относительно какого-то объекта или точки пространства и исправить рассогласование между заданным и текущим положением. В нашей задаче рассогласование — это отклонение оси тела от направления на Солнце, или долгота Солнца в поле зрения φ_S.

Для решения обратной задачи: установить положение невидимого Солнца по картине поляризации неба в одной точке — необходимо знать, кроме описания точки наблюдения (значения φ_N, ψ_N и ε), ещё одну из величин, описывающих положение Солнца: ψ_S или γ. Уравнения обратной задачи оказываются в несколько раз более громоздкими, чем уравнения (2, 3). Сомнительно, чтобы насекомые могли практически мгновенно моделировать решение существенно нелинейных тригономет-

рических уравнений. Чтобы воспроизвести аналитическое решение без потери точности, мозг может пользоваться иным языком описания и иным аппаратом вычислений, но их сложность от этого не уменьшается.

До последнего времени считали, что пчелы или муравьи помнят изменяющуюся во времени картину поляризации неба (Фриш, 1955, 1966; Frisch, 1967; Duelli, 1975) или хотя бы текущую высоту Солнца над горизонтом (Kirschfeld a. o., 1975) и по одному наблюдаемому участку неба могут точно установить положение Солнца. Специально поставленные опыты показали, что пчелы не ищут точного решения ориентационной задачи. По данным Е. Россела и соавторов, медоносные пчелы, ориентируя сигнальные танцы по поляризованному свету ограниченного участка неба, не учитывают высоты Солнца над горизонтом, а различие между истинным и средним показанным положением Солнца достигает иногда 25—35° (Rossel a. o., 1978). Оценка расстояния по степени поляризации света ненадежна из-за атмосферных помех. Очевидно, ориентация путем решения уравнений, обратных (1—3), для насекомых нереальна.

Можно экспериментально исследовать, как пчелы ориентируются по направлению поляризации. Для этого танцующим пчелам показывают искусственно поляризованный свет через небольшое окно, закрытое поляризационным светофильтром. В. Золотов и Л. Францевич (1973) наблюдали, что при повороте поляроида на 45 или на 90° относительно естественного положения в точке наблюдения большинство пчел изменяло направление танцев на угол, близкий соответственно к 45 или 90°. Проведя более точные измерения, Е. Россел и соавторы установили, что оценка α^* солнечного азимута точки наблюдения, которую пчелы показывают в танцах, почти линейно зависит от направления поляризации света в поляризационном фильтре. Отклонение от линейности невелико, но не случайно (рис. 2). По данным табл. 1 в цитируемой статье,

$$\alpha^* = -\varepsilon - 8{,}94^\circ \sin 2\varepsilon + m \cdot 180^\circ, \quad m \in (0{,}1). \qquad (4)$$

Как может быть выработано такое решение?

Зона максимальной поляризации. Естественно допустить, что единственный участок неба, в котором виден поляризованный свет, лежит как раз в поясе максимальной поляризации, в 90° от Солнца. Можно показать, что при этом допущении уравнение (4) является почти точным решением ориентационной задачи.

По условию дуга *NS* в сферическом треугольнике *ZNS* составляет 90°. Решая этот треугольник относительно угла *SZN* по двум сторонам (*SN* и *ZN*) и углу (*ZNS*), находим

$$\operatorname{ctg} \alpha = -\sin \psi_N \operatorname{ctg} \varepsilon. \qquad (5)$$

Круговая функция α не совпадает с аргументом ($-\varepsilon$) на некоторую величину δ, которая в свою очередь зависит от ε и ψ_N:

$$\alpha = -[\varepsilon + \delta(\varepsilon, \psi_N)]. \qquad (6)$$

Синусоида с аргументом 2ε служит хорошим приближением разностной функции δ:

$$\alpha \cong -(\varepsilon + A \sin 2\varepsilon). \qquad (7)$$

Амплитуду А, зависящую от ψ_N, можно рассчитать по ряду значений функции $\delta(\varepsilon, \psi_N)$ при помощи преобразования Фурье. Мощность второй гармоники составляет более 99% общей дисперсии разности для углов $\psi_N > 45^\circ$ и более 97% для углов $\psi_N > 30^\circ$. Погрешность при вычислении α по уравнению (7) не превосходит 1° для углов $\psi_N > 45^\circ$. Зависимость A от ψ_N близка к квадратичной параболе.

Для высот точки наблюдения, использованных в цитированной работе (31, 46 и 61°), можно рассчитать значения амплитуды A (соответственно 18,28°, 9,35° и 2,59°). Среднее значение амплитуды составляет 10,07°. С ним уравнение (7) приобретает вид, хорошо совпадающий с экспериментально установленной формулой (4):

$$\alpha^* = -\varepsilon - 10{,}07^\circ \sin 2\varepsilon. \qquad (8)$$

При попытке использовать эту зависимость для управления ориентацией мы встречаемся с трудностями. Во время виляющего пробега пчелы поддерживают значение угла рассогласования равным его заданному значению. Но в уравнении указан не угол рассогласования φ_S, а солнечный азимут случайной для пчел точки наблюдения. Оценку заданного угла рассогласования находим из уравнений (1) и (5) или (7):

$$\varphi_S^* = \varphi_N - \alpha^* = \varphi_N + \operatorname{arc\,ctg}(\operatorname{ctg}\varepsilon \sin\psi_N) + m \cdot 180^\circ \cong$$
$$\cong \varphi_N + \varepsilon + A \sin 2\varepsilon + m \cdot 180^\circ. \qquad (9)$$

Для вычисления угла рассогласования по уравнению (9) необходимо учитывать для любой точки наблюдения её координаты в поле зрения и, кроме того, суммировать разнородные величины: углы и их тригонометрические функции. В точной форме уравнения (9) тригонометрические операции нелинейны.

Сравнение с эталоном. Вычисления можно предельно упростить, если отсчитывать направление поляризации ε' не от мировых линий (от альмукантарата, как мы делали выше, или от вертикала), а от некоторого нулевого направления ε_0, определенного для каждой точки поля зрения:

$$\varepsilon' = \varepsilon - \varepsilon_0. \qquad (10)$$

Нулевые направления могут быть заложены в структуру сложного глаза как направления фоторецепторных органелл в омматидиях. Нулевые направления надо определить так, чтобы величина ε' служила оценкой $\varphi_S^* = \varepsilon'$ угла рассогласования φ_S. В том случае, когда ось тела направлена на Солнце ($\varphi_S = 0$), величина ε' также должна приближаться к нулю, т. е. направления ε и ε_0 в любой точке поля зрения должны почти совпадать. Векторное поле нулевых направлений в поле зрения является своего рода эталоном картины поляризации неба. Отсчет направления поляризации от нулевого направления является единственной вычислительной операцией, которую надо выполнить для каждого омматидия. Сигнал рассогласования ε' не зависит от положения точки наблюдения в поле зрения.

Мы рассмотрим два эталона: линейный, в котором

$$\varepsilon_0 = -\varphi_N, \qquad (11)$$

и нелинейный, воспроизводящий картину поляризации неба в момент, когда Солнце находится на горизонте ($\psi_S = 0$). Подставляя в (2) значение $\operatorname{tg}\psi_S = 0$, получаем для этого эталона

$$\operatorname{tg}\varepsilon_0 = -\frac{\operatorname{tg}\varphi_N}{\sin\psi_N}, \qquad (12)$$

Это уравнение совпадает по форме с уравнением (5), так как в обоих случаях в сферическом треугольнике отыскивается значение угла, противолежащего дуге в 90°. Линии тока в векторных полях нулевых направлений представляют собой сечения сферы плоскостями, которые перпендикулярны медиальной плоскости XOZ и в первом случае все про-

ходят через надир (—Z), а во втором — перпендикулярны оси OX (рис. 3). Возможны и другие эталоны.

Ориентируясь по поляризации в точке наблюдения, насекомое должно отыскать такое положение этой точки в поле зрения φ_N^*, в котором сигнал рассогласования ε' был бы равен заданному положению Солнца φ_S :

$$\varepsilon_0(\varphi_N^*) = \varepsilon - \varphi_S . \quad (13)$$

Решим уравнения (11) и (12) относительно φ_N. В линейной модели

$$\varphi_N^* = -\varepsilon_0 , \quad (14)$$

в нелинейной модели

$$\varphi_N^* = -\operatorname{arc\,tg}(\operatorname{tg}\varepsilon_0 \sin \varphi_N). \quad (15)$$

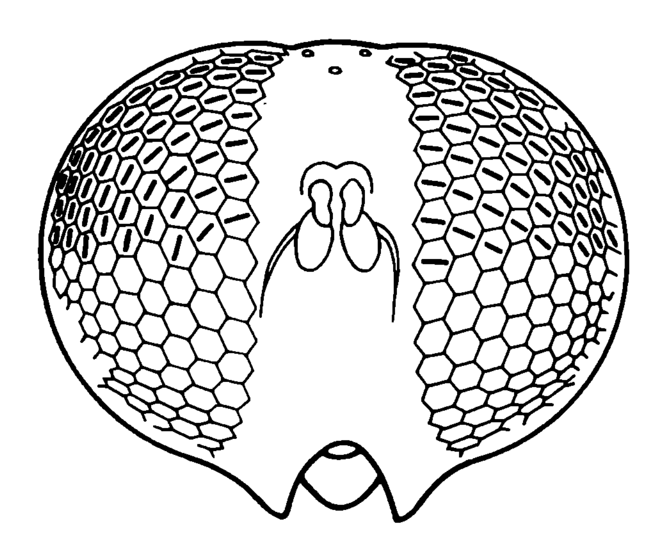


Рис. 3. Модель сферического сложного глаза, инвариантная к положению точки наблюдения.

Черные прямоугольники ориентированы вдоль нулевых направлений отсчета поляризации. Справа — линейная модель, слева — нелинейная модель.

Для уравнения (15) допустимо приближение, аналогичное (7):

$$\varphi_N^* \cong -(\varepsilon_0 - A \sin 2\varepsilon_0). \quad (16)$$

Подставляя в уравнение (1) значения φ_N^* из (14, 16) и ε_0 из (13), находим оценку азимута точки наблюдения. В линейной модели

$$\alpha^* = -\varepsilon + m \cdot 180°. \quad (17)$$

Это выражение подходит для описания результатов В. Золотова и Л. Францевича (1973), но не объясняет нелинейности, которую наблюдали в более точных опытах Е. Россел и соавторы (1978).

В нелинейной модели

$$\alpha^* \cong -\varepsilon + A \sin 2(\varepsilon - \varphi_S) + m \cdot 180°. \quad (18)$$

Если заданный курс направлен на Солнце, и $\varphi_S = 0$, то знак нелинейного члена в выражении для азимута получается противоположным знаку в уравнении (4). По мере отклонения курса движения от направления на Солнце синусоида, добавляемая к линейной зависимости, испытывает фазовый сдвиг, пока при движении боком к Солнцу ($\varphi_S = \pm 90°$) не становится в противофазу к исходной (рис. 4), так что

$$\alpha^* \cong -\varepsilon - A \sin 2\varepsilon + m \cdot 180°. \quad (19)$$
$$\varphi_S = \pm 90°$$

Такое выражение совпадает с эмпирически установленной зависимостью. В большинстве опытов Е. Россела и соавторов долгота Солнца в поле зрения менялась во время учетов от —100° до —167° (центральное значение —133,5°, или +46,5°).

Усреднение. В реальных условиях ориентация насекомых происходит не по единственному участку голубого неба, а по картине поляризации неба в целом. Для модели, в которой направление поляризации

отсчитывается от эталонного направления, усредненная оценка угла рассогласования, полученная от отдельных омматидиев, является несмещенной оценкой истинного угла рассогласования. Ориентация оказывается верной, несмотря на то, что определение положения Солнца по отдельным точкам производится с ошибкой. Вычисления сводятся только к

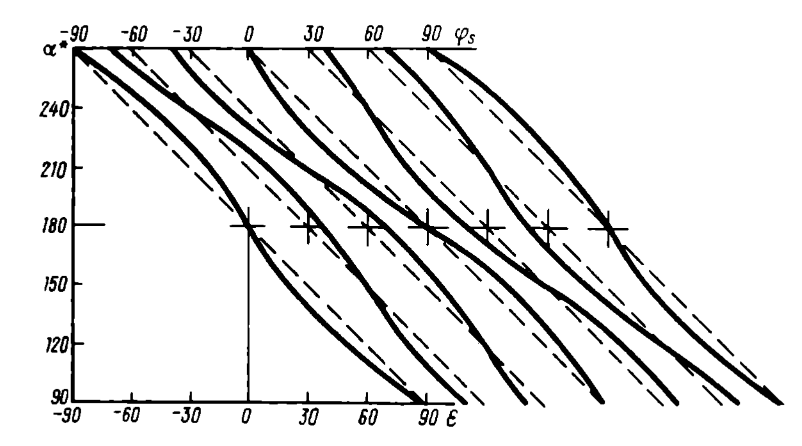


Рис. 4. Зависимость оценки солнечного азимута точки наблюдения от угла поляризации в нелинейной модели для разных значений заданного угла рассогласования.

суммации сигналов рассогласования от отдельных омматидиев. Эти утверждения следуют из теоремы, доказательства которой мы здесь не приводим.

Если реальная и эталонная картины поляризации описываются нечетными функциями вида

$$\varepsilon = \varphi + f(\varphi), \tag{20}$$

где φ — долгота точки относительно плоскости симметрии, f — произвольная нечетная функция, зависящая от высоты над горизонтом, то разность между направлением поляризации и нулевым направлением в среднем равна углу между плоскостями симметрии эталона и картины поляризации неба. Эта теорема справедлива и в том общем случае, когда функции $f(\varphi)$ для эталона и картины поляризации не совпадают друг с другом, т. е. для любого симметричного эталона и любой высоты Солнца над горизонтом.

Ориентация устойчива к изменению наклона головы в плоскости тангажа. Расчет с помощью ЭВМ показал, что взвешенное усреднение со статистическим весом, равным степени поляризации, приводит к смещению средней оценки рассогласования всего на десятые доли градуса.

Минимальная нейронная сеть. Для арифметического усреднения необходимо знать количество омматидиев, в которых наблюдается поляризация выше пороговой. Из-за атмосферных помех это количество не может быть наперед известным. Отношение сумм векторных компонент — синусов и косинусов оценок рассогласования — не зависит от количества слагаемых. Это отношение является тангенсом направления среднего вектора:

$$\operatorname{tg}\overline{\varphi}_S = \frac{\sin\overline{\varphi}_S}{\cos\overline{\varphi}_S} = \frac{\sum_{i=1}^{n}\sin\varphi_i^*}{\sum_{i=1}^{n}\cos\varphi_i^*}. \tag{21}$$

Усредненная оценка угла рассогласования при помощи сумм синусов и косинусов углов разности между направлением поляризации и нулевым направлением эталона также является несмещенной и не зависит от положения и количества точек наблюдения. С увеличением количества точек наблюдения возрастает точность оценки.

Если бы рецепторная система насекомых могла измерять $\sin\varepsilon'$ или $\cos\varepsilon'$, то вектор $(\sin\varepsilon', \cos\varepsilon')$ можно было бы использовать для управления ориентацией по поляризованному свету, так же как для наведения на точечный источник света используются нейроны, у которых чувствительность к положению источника света в поле зрения распределена по синусоидальному закону (Jander, 1963; Золотов, 1978). Можно представить простейшую модель обработки информации о поляризации. Нейрон с рецептивным полем в верхней части поля зрения суммирует сигналы от рецепторов, пропорциональные $\sin\varepsilon'$. Второй такой же нейрон суммирует сигналы, пропорциональные $\cos\varepsilon'$. На выходе пары нейронов-сумматоров теряется информация о том, где наблюдается поляризованный свет, но появляется сигнал о том, где находится Солнце. Восприятие картины поляризации света эквивалентно восприятию направленного освещения. Пара нейронов-сумматоров дала бы то «относительно простое общее впечатление» о картине поляризации, связанной с положением Солнца, о котором догадывался К. Ф. Фриш (1966).

В действительности поглощение поляризованного света в рецепторах пропорционально квадрату косинуса угла между направлением микровилл и направлением колебаний электрического вектора. Так как

$$\cos^2\varepsilon' = \frac{1}{2}(1 + \cos 2\varepsilon'), \tag{22}$$

то фоторецепторы могут измерить не угол поляризации ε', а двойной угол поляризации $2\varepsilon'$. Описанный выше принцип суммирования векторных компонент угла $2\varepsilon'$ от этой замены не нарушается. Для управления ориентацией должен быть использован вектор $(\sin 2\varphi_S, \cos 2\varphi_S)$ вместо вектора $(\sin\varphi_S, \cos\varphi_S)$, а нейронам-сумматорам сигнала о поляризации должны быть поставлены в соответствие рецептивные поля с узкой диаграммой чувствительности к положению источника света, изменяющейся как косинус двойного угла или как квадрат косинуса.

Заключение. Мы рассмотрели модель поляротаксиса, в которой реальная картина поляризации неба сопоставляется с эталонной, заложенной в структуру сложного глаза. Модель позволяет верно ориентироваться по картине неба. Средняя оценка положения Солнца инвариантна к положению точек наблюдения неба, к их количеству и практически инвариантна к степени поляризации; она инвариантна к высоте Солнца над горизонтом и к наклону головы в сагиттальной плоскости. Выход модели — сигнал рассогласования оси тела с направлением на Солнце. Этот сигнал можно оперативно использовать для управления движением. Вычисления предельно просты и сводятся к суммации потенциалов поляризационно-чувствительных рецепторов в двух рецептивных полях. Для модели с эталоном, который воспроизводит картину поляризации на восходе или на закате Солнца, получается нелинейная зависимость между оценкой положения Солнца и направлением поляризации света в единственной наблюдаемой точке неба. По частоте и амплитуде эта нелинейность соответствует результатам опытов на пчелах.

Для проверки соответствия модели и реальных механизмов поляротаксиса можно рекомендовать такие исследования:

в морфологии: известно, что для поляротаксиса необходимы две или даже три (Kirschfeld, 1972) системы фоторецепторов. Как изме-

няется ориентация гомологических рецепторов с изменением положения омматидия в сложном глазу?

в этологии: установить, меняются ли параметры зависимости оценки положения Солнца от направления поляризации с изменением высоты Солнца и заданного солнечного курса движения.

в физиологии: обнаружить поляризационно-чувствительные нейроны и описать у них векторное поле чувствительности к направлению поляризации света. Отличают ли эти нейроны поляризацию света от направленного освещения?

SUMMARY

The model affords a possibility to navigate by polarized light by means of comparing the observed pattern of sky polarization with a standard one. The standard pattern could be built into the structure of a compound eye. The standard (or null) direction of polarization in every model ommatidion coincides with the position of microvilli in a polarization-sensitive photoreceptor. The angle between the observed and null direction of polarization at each point of the visual field serves as an estimate of the error angle of the body axis relative to the solar position. Some standards are considered together with the errors of orientation by a single sky area or by averaged deviation signals. The results predicted by the model are compared to the cited experimental data.

ЛИТЕРАТУРА

Грибакин Ф. Г. Ультраструктурная организация фоторецепторов насекомых.— Тр. Всес. Энтомолог. О-ва, 1969, **53**, с. 238—273.

Золотов В. В. Кодирование координаты источника света в рецептивных полях нейронов брюшной цепочки мухи-пчеловидки Eristalis tenax L.— Докл. АН СССР, 1978, **243**, № 1, с. 255—257.

Лившиц Г. Ш. Рассеянный свет дневного неба.— Алма-Ата : Наука, 1973.— 148 с.

Фриш К. Пчелы, их зрение, обоняние, вкус и язык.— М. : Изд-во иностр. лит., 1955.— 92 с.

Фриш К. Из жизни пчел.— М. : Мир, 1966.— 200 с.

Duelli P. A fovea for e-vector orientation in the eye of Cataglyphis bicolor (Formicidae, Hymenoptera).— J. Compar. Physiol., 1975, **102**, N 1, p. 43—56.

Frisch K. v. Die Polarisation des Himmels als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen.— Experientia, 1949, **5**, N 4, S. 142—148.

Frisch K. v. The dance language and orientation of bees. Harvard Univ. Press, Cambridge, 1967, 566 p.

Jander R. Insect orientation.— Annu. Rev. Entomol., 1963, **8**, p. 95—114.

Kirschfeld K. Die notwendige Anzahl von Rezeptoren zur Bestimmung der Richtung des elektrischen Vektors linear polarisierten Lichtes.— Z. Naturforsch., 1972, **27 b**, N 5, S. 578—579.

Kirschfeld K., Lindauer M., Martin H. Problems of menotactic orientation according to the polarized light of the sky.— Z. Naturforsch., 1975, **30 c**, N 1, p. 88—90.

Landin J., Vepsäläinen K. Spring dispersal flights of pond-skaters Gerris spp. (Heteroptera).— Oikos, 1977, **29**, N 1, p. 156—160.

Rossel E., Wehner R., Lindauer M. E-vector orientation in bees.— J. Compar. Physiol., 1978, **125**, N 1, p. 1—12.

Zolotov V., Frantsevich L. Orientation of bees by the polarized light of a limited area of the sky.— J. Compar. Physiol., 1973, **85**, N 1, p. 25—36.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
11.IV 1979 г.